La Mitose somatique chez quelques espèces de Sauges

par Etienne Benoist.

J'ai étudié au Laboratoire de Culture du Muséum la caryologie de quelques espèces du genre *Salvia* et spécialement la mitose somatique, l'évolution des nucléoles, les nombres chromosomiques. Je passerai rapidement en revue les principaux résultats obtenus et les quelques conclusions que l'on peut en tirer.

J'ai choisi les espèces étudiées dans une seule section du genre (Section VII dite *Plethiosphace* de la classification d'Engler) pour mieux me rendre compte des rapports éventuels entre la classification et les propriétés du noyau de ces espèces.

Mitose somatique dans la section VII du genre Salvia. — Parmi les 12 espèces étudiées, 11 présentent le même type de noyau interphasique et de mitose somatique. La douzième, *Salvia Barrelieri* Ettl. (synonyme *S. inamœna)* présente un type différent se rapprochant de celui du Pin décrit par Eichhorn.

Premier type. — Je prendrai comme exemple du premier type *Salvia valentina* dont les préparations présentaient un grand nombre de divisions nucléaires et montraient très nettement les différents stades de la mitose.

Dans les préparations fixées au liquide de Helly, le noyau interphasique présente un nucléole unique, volumineux et central, accompagné en général d'une protubérance, quelquefois de deux ou davantage.

Sur un fond d'apparence achromatique se détachent des formations chromatiques, d'aspect assez régulier, très comparables à des prochromosomes. Mais l'évolution de ces formations à la prophase ne peut s'expliquer que par la présence d'un réseau ou de chromatine diffuse dans la caryolymphe, ce qui conduit à admettre qu'on n'est pas en présence de véritables prochromoses. Dans les préparations fixées au liquide de Helly, il est difficile de parler d'un réseau c'est-à-dire d'un ensemble de petits granules chromatiques dispersés dans le nucléplasme, mais le fond nucléoplasmique n'est pas incolore comme chez certains noyaux à prochromosomes. Par contre, dans les fixations au liquide de Navachine, surtout chez les noyaux au repos, on constate la présence d'un réseau. Ce dernier fixateur a peut-être pour effet de condenser en petits granules de la chroma-

tine auparavant dissoute dans le nucléoplasme. En tous cas la prophase va nous montrer que les chromosomes ne sont pas formés uniquement par la matière des grosses granulations chromatiques mais aussi, pour une part importante, par un apport extérieur à ces granulations.

Prophase. — Au début de ce stade les formations chromatiques plus ou moins renflées du noyau au repos s'allongent légèrement en augmentant de volume. Le réseau se fragmente de telle sorte que chaque granulation se trouve prolongée de part et d'autre, suivant sa longueur, par deux bandes allongées ; chaque formation chromatique prolongée par ses bandes est destinée à donner plus tard un chromosome définitif. A ce stade, les chromosomes sont donc nettement hétérogènes, chromatiques centralement, achromatiques aux deux extrémités. Leur longueur est alors beaucoup plus grande que celle des chromosomes définitifs, mais la forme des bandes se régularise peu à peu, leur matière se condense et prend le colorant. Le chromosome apparaît homogène dans toutes ses parties et d'une longueur à peu près équivalente à celle que nous trouverons à la métaphase.

Ce stade marque la fin de la prophase. Nous appellerons chromocentres ces granulations chromatiques qui ne donnent pas des chromosomes par simple élongation, mais s'adjoignent de la chromatine étrangère.

Ce genre de prophase est très comparable à celui décrit par Eichhorn pour le noyau du *Musa ensete* et *Ricinus communis* et à celui du Radis. D'après les énumérations faites chez *Salvia sylvestris*, qui n'a que 16 chromosomes, le nombre des chromocentres semble égal à celui des chromosomes.

Métaphase. — A ce stade les chromosomes se rangent dans le plan équatorial du noyau. C'est le seul stade où l'on puisse les compter. Ils se présentent sous forme de bâtonnets plus ou moins incurvés, de longueur généralement moyenne, intermédiaire entre les chromosomes longs du type *Allium* et les chromosomes courts du type *Cochlearia*. Leur taille est assez souvent uniforme chez une même espèce. Dans quelques espèces étudiées : *S. pratensis*, *S. sylvestris*, *S. nemorosa*, *S. nutans*, *S. betonicæfolia*, on constate des différences de taille constantes entre les chromosomes.

Anaphase et télophase. — Après clivage longitudinal à la métaphase, les chromosomes fils se dirigent vers les pôles, rangés côte à côte ; lorsqu'ils approchent des pôles on constate une déchromatinisation partielle, les parties restant chromatiques, et qu'on ne peut considérer que comme les chromocentres, sont prolongées par des parties achromatiques homologues de celles rencontrées au début de la prophase ; puis nous arrivons à la télophase où les chromocentres

finissent de s'individualiser et sont reliés entre eux et aux nucléoles réapparus par des bandes achromatiques. Finalement ces bandes disparaissent et se fondent pour reconstituer le réseau du noyau interphasique, tandis que les chromocentres régularisent leur forme et apparaissent alors identiques à ceux du noyau au repos.

Le nucléole. — La membrane nucléaire a disparu en fin de prophase. La nucléole semble disparaître à des stades assez variables s'échelonnant entre le milieu et la fin de la prophase. J'ai rencontré, en effet, beaucoup d'images montrant que le nucléole est disparu au moment où les chromosomes sont encore hétérogènes, alors que d'autres images le montrent persistant au moment où les chromosomes sont entièrement formés. De toute façon je ne l'ai jamais rencontré à la métaphase et n'ai obtenu aucune image de division du nucléole à ce stade. A la télophase on constate la réapparition de trois ou quatre petits nucléoles, placés symétriquement dans chacun des deux noyaux et qui se fusionnent plus ou moins tardivement. Très rarement la fusion n'a pas lieu et le noyau au repos présente alors deux ou trois nucléoles. La membrane nucléaire réapparaît également au cours de la télophase. L'ensemble du noyau s'accroît et le cycle est alors terminé. Nous retrouvons un noyau au repos identique à celui d'où nous sommes parti.

Nous avons déjà noté la présence, dans toutes les espèces étudiées, d'une ou plusieurs protubérances sur le nucléole. Elles se présentent sous la forme d'une petite sphère, sans doute reliée au nucléole par un pédoncule très fin et pouvant s'en détacher complètement. Mme Panca Eftimiu-Heim décrit, à propos de la caryocinèse chez les Cucurbitacées, des formations à première vue analogues aux précédentes et qu'elle appelle micronucléoles. Elle pense que ces micronucléoles, uniques dans chaque noyau « proviennent sans doute du nucléole par bourgeonnement de très bonne heure ». Ils s'en détachent très tôt et se diviseraient en deux au moment de la division du noyau. Chaque moitié se dirigerait vers un des pôles du noyau avant les chromosomes ; les micronucléoles fils serviraient alors de point d'insertion aux fibres du fuseau. Ils seraient visibles jusqu'à l'arrivée des chromosomes aux deux pôles et subsisteraient ou réapparaîtraient dans les noyaux fils. Je n'ai jamais observé la division de formations analogues aux micronucléoles ni la présence de telles formations aux pôles du fuseau, pas plus d'ailleurs que la présence d'un fuseau, mais la communauté d'origine de ces micronucléoles avec les protubérances décrites plus haut amène à les rapprocher de ces formations.

Deuxième type. — Le deuxième type de noyau rencontré est représenté chez l'espèce *Salvia Barrelieri*. Les principales différences avec le premier sont les suivantes :

Réseau très apparent, granulations chromatiques de forme moins régulière, plus ou moins allongées, ne ressemblant pas à des prochromosomes et en nombre apparemment quelconque.

Prophase où le stade des bandes achromatiques n'est visible que sur des préparations fortement regressées.

Pas de déchromatinisation partielle à l'anaphase et absence de bandes achromatiques à la télophase.

Ces caractéristiques amènent à rapprocher ce deuxième type de celui du Pin sans pouvoir l'y assimiler entièrement.

Numérations chromosomiques. — Nous examinerons rapidement les nombres chromosomiques trouvés pour chaque espèce en cherchant leurs rapports éventuels avec la classification ou l'origine de ces espèces.

Quatre auteurs ont étudié antérieurement la caryologie des Sauges : Max Scheel « Etude caryologique du genre *Salvia* » (Kiel, 1931), Karel Kruby « Cytologie und Anatomie der Mitteleuropaischen Salbei-Arten » (1934), et « Quelques nouveaux hydrides interspécifiques de Sauges, leur description et leur analyse » (Prague, 1935) ; S. V. Yakovleva qui s'est contentée de déterminer quelques nombres chromosomiques « Recherches caryologiques sur quelques espèces de *Salvia* », in *Bulletin of applied Botany, of genetics and plant-Breeding*, 11-*d* séries n° 5, Leningrad, 1933, et, enfin, Sugiura in *Tokyo botanical Magazine*, 45, 533 ff. (1931).

Section VII.

Sous-section A — Algerienses :

J'ai étudié deux espèces de cette sous-section : *Salvia algeriensis* Desf. et *Salvia Barrelieri* Ettl. La classification les donne comme étroitement apparentées et originaires toutes deux de la Méditerranée occidentale. Les nombres trouvés correspondent à cette parenté car j'ai compté 38 chromosomes chez les deux espèces. Cependant, pour *Salvia algeriensis* Desf., Yakovleva trouve 36 chromosomes et Hruby 40 .

Sous-section B — Euplethiosphace.

La classification permet de distinguer deux groupes d'espèces et un certain nombre d'espèces indépendantes. Dans chaque groupe les différentes espèces sont étroitement apparentées à l'une d'entre elles. Au groupe de *Salvia pratensis* se rattachent, parmi les espèces étudiées, *Salvia virgata* Ait. et *Salvia viscosa* Jacq. L'espèce de *Salvia pratensis* étudiée a 18 chromosomes mais Scheel a compté les chro-

mosomes de 4 variétés différentes et en a trouvé 18 pour trois d'entre elles et 32 pour la quatrième. HRUBY trouve 18 pour une des variétés et YAKOVLEVA 18 également pour *Salvia pratensis* L. subsp. *vulgaris* Briq. var. *dumetorum* Andr.

Salvia virgata Ait. compte 32 chromosomes, en accord avec SCHEEL et YAKOVLEVA. J'ai trouvé également 32 chromosomes chez *Salvia viscosa* Jacq. alors que YAKOVLEVA n'en trouve que 18. Un tel écart ne peut s'expliquer que par une erreur commise sur l'identité véritable des graines employées.

On peut constituer un deuxième groupe d'espèces dans la sous-section groupées autour du *Salvia verbenaca* L., elle-même très voisine de *Salvia pratensis*. Je n'ai étudié dans ce groupe que *Salvia verbenaca* où j'ai trouvé 54 chromosomes. Le nombre donné par YAKOVLEVA est 64, écart très important, dû peut-être également au fait d'avoir examiné des espèces en réalité différentes. Les graines que je me suis procurées provenaient toutes de jardins botaniques de bonne réputation. J'ignore ce qu'il en est de celles de YAKOVLEVA.

Les autres espèces étudiées se rattachent difficilement à un groupe de la sous-section. On doit les citer séparément :

J'ai trouvé 18 chromosomes chez *Salvia austriaca* Jacq. en accord avec HRUBY et YAKOVLEVA ; 16 chromosomes chez *Salvia sylvestris* qui est en réalité un hybride de *Salvia nemorosa* L. et *Salvia pratensis* L. Le nombre 16 correspond bien à ceux de 14 et de 18 trouvés respectivement pour les 2 parents. SCHEEL et YAKOVLEVA trouvent également 16 pour cet hybride.

Salvia valentina Vahl a 34 chromosomes et *Salvia nutans* 22 d'après mes résultats et ceux de HRUBY et YAKOVLEVA. SCHEEL ne trouve que 18 chromosomes chez cette dernière espèce.

L'hybride de *Salvia betonicæfolia* Ettl. compte 18 chromosomes comme on peut le prévoir d'après les nombres des parents (*S. nemorosa* : 14 et *S. nutans* : 22). HRUBY trouve également 18.

Interprétation des nombres chromosomiques trouvés dans le genre Salvia.

Si nous rapprochons les nombres de chromosomes trouvés pour les différentes espèces précédentes de ceux trouvés par SCHEEL, HRUBY, YAKOVLEVA et SUGIURA nous obtenons le tableau ci-contre :

SECTION III

Salvia officinalis L.	14 YAKOVLEVA, HRUBY; SCHEEL 16.
— *ringens* Sibth et Sm.	14 YAKOVLEVA ; SCHEEL 12.
— *grandiflora*.	14 YAKOVLEVA ; HRUBY.
— *recognita* Fisch. et Mey.	14 SCHEEL.
— *candelabrum* Boiss.	14 YAKOVLEVA.
— *scabiosæfolia* Lam.	14 YAKOVLEVA.

SECTION IV

Salvia Bulleyana.	16 HRUBY.
— *glutinosa* L.	16 SCHEEL, HRUBY.
— *hians* Royle.	32 SCHEEL, HRUBY.
— *Przewalskii.*	16 SCHEEL.

SECTION V

Salvia viridis L. v. *horminum* f. *violacea.*	16 SCHEEL, HRUBY, YAKOVLEVA.
Salvia viridis L. v. *horminum* f. *rubra.*	16 SCHEEL.

SECTION VI

Salvia sclarea L.	22 SCHEEL, HRUBY, YAKOVLEVA.
— *ethiopis* L.	22 YAKOVLEVA ; HRUBY 24.
— *argentea* L.	22 SCHEEL, HRUBY, YAKOVLEVA, SUGIURA.
— *rhodopea* Velen.	22 YAKOVLEVA.
— *fœtida* Lam.	44 YAKOVLEVA.
— *spinosa* L.	20 YAKOVLEVA.

SECTION VII

Salvia algeriensis Desf.	38 BENOIST ; YAKOVLEVA 36 ; HRUBY 40.
— *Barrelieri* Ettl.	38 BENOIST.
— *pratensis* L. subsp. *vulgaris* Briq. var. *vulgaris* R. f.	32 SCHEEL.
— *pratensis hæmatodes* Briq. (*S. Tenori* Spreng.).	18 SCHEEL.
— *pratensis hæmatodes* L. var. X.	18 SCHEEL.
— *pratensis* subsp. *vulgaris* Briq. f. a.	18 SCHEEL, BENOIST, HRUBY.
— *virgata* Ait.	32 SCHEEL, BENOIST.
— *pratensis* L. subsp. *vulg.* var. *dumetorum* Andr.	18 YAKOVLEVA.
— *Baumgartenii* Heuff.	16 SCHEEL.
— *cleistogama* de Bary et Paul.	64 SCHEEL.
— × *sylvestris.*	16 SCHEEL, BENOIST, YAKOVLEVA.
— *nutans* L.	22 HRUBY, BENOIST, YAKOVLEVA ; SCHEEL 18.
— *Juriscii* Kos.	22 SCHEEL, YAKOVLEVA, HRUBY.
— *pseudosylvestris* Stapf.	16 YAKOVLEVA ; SCHEEL 14.
— *viscosa* Jacq.	32 BENOIST ; YAKOVLEVA 18.
— *vernebaca* L.	54 BENOIST ; YAKOVLEVA 64.
— *austriaca* Jacq.	18 HRUBY, YAKOVLEVA, BENOIST.
— *nemorosa* L.	14 HRUBY, BENOIST.
— × *betonicæfolia* Ettl.	18 HRUBY, BENOIST.
— *valentina* Vahl.	34 BENOIST.
— *transsylvanica* Schm.	18 YAKOVLEVA.
— *rubra* Spreng.	36 YAKOVLEVA.
— *Sibthorpii* Sibth. et Sm.	36 YAKOVLEVA

SECTION VIII

Salvia tiliæfolia Vahl.	22 SCHEEL, YAKOVLEVA.
— *lanceolata* Willd.	20 SCHEEL, YAKOVLEVA, HRUBY.
— *hirsuta* Jacq.	22 SCHEEL, YAKOVLEVA.
— *azurea* Lam.	20 SCHEEL.
— *hispanica* L.	12 SCHEEL, YAKOVLEVA, HRUBY.
— *splendens* Sellow.	44 HRUBY, SCHEEL ; YAKOVLEVA 36.
— *pseudicoccinea* Jacq.	22 SCHEEL, HRUBY.
— *coccinea* Juss.	22 SCHEEL, YAKOVLEVA ; SUGIURA 20.
— *patens* Cav.	18 SCHEEL, HRUBY, YAKOVLEVA.
— *Hoveyi* Hort.	36 YAKOVLEVA.
— *rosea* Vahl.	44 YAKOVLEVA.
— *farinacea.*	20 SUGIURA.

SECTION IX

Salvia carduaca Benth.	32 Scheel, Yakovleva ; Hruby 16.

SECTION X

Salvia columbariæ Benth.	26 Yakovleva.

SECTION XIII

Salvia nilotica Vahl.	32 Yakovleva.

SECTION XVII

Salvia verticillata L.	16 Scheel, Hruby, Yakovleva.
— *Regeliana* Trautv.	16 Scheel.
— *nipponica.*	16 Scheel.

AUTRES SECTIONS

Salvia albocœrulea.	24 Hruby.
— *Bertolonii.*	18 Hruby.

Bien que ce tableau soit très incomplet on peut en tirer quelques conclusions probables sur le système de nombres chromosomiques dans le genre *Salvia.* Dans les sections peu importantes par le nombre d'espèces on constate une certaine homogénéité du nombre de base n : section IV, V et XVII, $n = 8$. La section III n'a jusqu'à présent que des espèces avec $n = 7$, mais les auteurs ne sont pas d'accord sur ce chiffre et la section comporte trop d'espèces pour qu'on puisse le généraliser. Les espèces de la section VI se rattachent jusqu'à présent dans leur grande majorité à la base $n = 11$. Par contre, dans les sections très importantes VII et VIII, par exemple, on trouve les nombres de base les plus différents à l'intérieur d'une même section. La section VII comporte les nombres $n = 7, 8, 9, 11, 17, 19$; la section VIII : les nombres $n = 6, 9, 10, 11$. L'ensemble du tableau donne, en négligeant les deux hybrides :

1 espèce avec le chiffre de base 6 ; 7 avec 7 ; 18 avec 8 ; 11 avec 9 ; 4 avec 10 ; 13 avec 11 ; 1 avec 13 ; 1 avec 17, 2 avec 19.

Les nombres de base les plus fréquents sont donc 8, 9 et 11, mais il semble difficile de faire dériver tous ces nombres de un ou de deux d'entre eux. Scheel retient comme nombres de base, d'une part 8, d'autre part 6 d'où dériveraient 11 et 10, mais il resterait à expliquer les nombres 7, 13, 17 et 19. Bien que les données soient peut-être insuffisantes il semble plus simple de considérer qu'on n'est pas en présence d'une série plus ou moins euploïde dans laquelle seraient survenus des accidents, mais d'une série polyploïde dont on connaît déjà les termes :

6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 16, 17, 18 et 19.

Seuls manquent les termes 14 et 15 pour que la série soit continue, mais l'existence des termes 7 et 10 fait envisager comme probable l'existence d'espèces tétraploïdes à 28 chromosomes ($n = 14$) et

d'espèces triploïdes à 30 chromosomes ($n = 15$). Dans une précédente publication sur les Sauges : Recherches caryologiques sur quelques espèces du genre *Salvia* (Diplome d'études supérieures, Faculté des Sciences de Paris, 1937), j'avais considéré comme probable l'existence d'espèces à $n = 13$. Le travail de YAKOVLEVA, que je ne connaissais pas à cette époque, m'a appris qu'il en existait en effet (*Salvia comlumbariæ*, $2\ n = 26$). Bien que l'importance relative des différents nombres de base paraisse très inégale d'après les résultats actuels, on peut donc, sans trop s'avancer, penser à une série polyploïde chez les *Salvia.*

Dans ces conditions on est amené à rapprocher étroitement, à l'intérieur d'une section, les espèces ayant le même nombre de chromosomes ou le même nombre de base. Comme nous l'avons vu plus haut les raisons morphologiques qui ont amené à rapprocher certaines espèces en les classant dans les sections III, IV, V, VI ou XVII semblent bien correspondre à une homogénéité certaine de nombres de chromosomes à l'intérieur de ces sections.

Dans les grandes sections, certains groupes d'espèces particulièrement voisins présentent la même homogénéité des nombres chromosomiques. On peut ainsi dire que, dans l'ensemble, il existe une relation certaine entre les résultats de la classification et ceux de la caryologie.